

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年5月20日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2008～2012

課題番号：20248015

研究課題名(和文) 森林の時空間的存在様式が昆虫の遺伝的特性に及ぼす影響—ブナ林の昆虫を対象として—

研究課題名(英文) Influences of time-spatial existence patterns of forests on insect genetic characteristics -especially on insects living in beech forests-

研究代表者

久保田 耕平 (KUBOTA KOHEI)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授

研究者番号：30272438

研究成果の概要(和文)：

ルリクワガタ属、オオトラフハナムグリ種群、アリガタハネカクシ属、ブナアオシヤチホコ等の遺伝子解析から、ブナ林に代表される冷温帯落葉広葉樹林の昆虫は、西南日本で高い遺伝的多様性を持つことが示唆された。いくつかの分類群では西南日本での地域分化が種分化を伴っていた。冷温帯林に生息する昆虫の遺伝的多様性や種分化の端緒を保全するためには、西南日本の小規模かつ細分化した冷温帯林の保全が特に重要であることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：

From the genetic analyses of the genus *Platycerus*, the *Paratrichius doenitzi* species group, the genus *Megalopaederus*, *Syntypistis punctatella* and so on, insects in cool temperate broad-leaved deciduous forests, as represented by *Fagus crenata* were suggested to possess high genetic diversity in southwestern Japan. In some taxa, geographical genetic divergence results in the speciation. It was suggested to be especially important to conserve small and fragmented broad-leaved deciduous forests in southwestern Japan for the conservation of genetic diversity and the speciation origin in insects adapted to cool temperate zones.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	20,700,000	6,210,000	26,910,000
2009年度	4,600,000	1,380,000	5,980,000
2010年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
2011年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
2012年度	3,800,000	1,140,000	4,940,000
総計	37,100,000	11,130,000	48,230,000

研究分野：森林昆虫学、進化生態学

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：遺伝的多様性、種分化、分散、冷温帯林、ルリクワガタ属、オオトラフハナムグリ種群、アリガタハネカクシ属、ブナアオシヤチホコ

1. 研究開始当初の背景

ブナ(イヌブナ)林は我が国の冷温帯落葉広葉樹林の遷移後期に優占する森林で、比較

的人為の介入を受けなかった地域に多く、各地で保護林等に指定されて豊かな自然を象徴する存在となっている。ブナ林には

豊富な動植物が生育し、個々の存在自体が種多様性の保全には重要であるが、存在様式の地域差が大きな生物多様性を生み出している可能性をもつ。特に西南日本のブナ林は長年月にわたって大きく分断されており規模も小さく、また近年人為によって失われた地域も少なくない。このため、ブナ林を主たる生息地とする昆虫種は西南日本では稀で、希少種として都府県版レッドデータリストにリストアップされていることが多い。またそのような隔離個体群の存在が個体群分化や種分化の端緒として多様性創出に大きく寄与していることは想像に難くない。

一方でブナアオシヤチホコやブナハバチのように主に東北地方などでしばしば大発生し、害虫として扱われている種も存在し、ブナ林の昆虫種の存在様式は単純ではない。保全上隔離個体群の重要性は広く認識されているが、昆虫においてそのような隔離個体群を含む種の遺伝的特性を集団遺伝学的かつ系統地理学的に検討した例は世界的にみても少数にとどまっていた。

日本で自然環境保全の象徴的存在となっており、時空間的存在様式（過去の地史的イベントとの対応を含めて）の異なる各地のブナ林において、複数の昆虫分類群について集団遺伝解析を行うことは、その存在様式と昆虫の遺伝的構造の関係を明らかにするのみならず、ブナ林保全の意味を裏付ける重要な根拠を提示し、今後気候変動等で予想されるさらなる孤立化が遺伝的多様性に及ぼす影響を予測し、また天然林における害虫発生のプロセスを遺伝的流動の視点から解明することになると考えられた。

2. 研究の目的

本研究課題では、ブナ林に生息する昆虫類を主たる対象として、各地域個体群の遺伝的、生態的、形態的分化に焦点を当て、その存在基盤となる森林の歴史的・空間的存在パターンが、昆虫の多様性創出にどのような影響を与えているかを検討することを目的とする。

本研究により、個体群分化・種分化といった生物多様性の創出過程におけるブナ林（特に隔離された西南日本のブナ林）の機能を考察し、また今後の気候変動がブナ帯昆虫の遺伝的多様性に及ぼす影響の予測にも寄与できるだろう。また、天然林で広域に発生する害虫の遺伝的特性（地域間の遺伝的構造や遺伝子流動の規模）を明らかにすることができよう。これらのことは、森林昆虫の遺伝的多様性の正しい理解に貢献するのみならず、今後ブナ林の保全や適切な天然林の管理にとって、有益な情報をもたらすことが期待される。

3. 研究の方法

本研究で主な対象としているのはルリクワガタ属、オオトラフハナムグリ種群、ヒゲナガカミキリ族等の穿孔性昆虫、ブナアオシヤチホコ等の食葉性昆虫、オサムシ科、ヒラタシデムシ亜科、アリガタハネカクシ属等の地表性昆虫である。

具体的には、各分類群について各地の個体群から最大 20 程度の個体を用いてミトコンドリア遺伝子等遺伝的情報や形態形質の情報を用い、集団遺伝学的、系統学的解析を行い、分化・分散の過程を推定する。また、過去の地史的情報を参照することで、ブナ林の時空間的存在様式が昆虫の分化・分散パターンや遺伝的多様性にどのような影響を及ぼしたかを考察する。

また、結果の普遍性を検証するため、ブナ林に生息する昆虫と同様に、孤立個体群を多く含む分類群（オサムシ科の一部、コシビロダンゴムシ科）については、より低標高に分布するものについても解析を行い、比較した。

4. 研究成果

本研究では、研究成果にも示したように、解析過程で派生的な知見が非常に多く得られているが、研究の主たる目的に照らして、特に重要な知見が得られた分類群について成果の要点を以下にまとめる。

(1)アリガタハネカクシ属

日本産の本属には、外見上極めて似ているが、雄交尾器のキチン化した部位の形状等から識別され、おおむね側所的に分布する 4 種が知られていた。ミトコンドリア遺伝子 COI 領域の解析により、それぞれの分類群における 4 種は遺伝的にも単系統であることが確認できた。すなわち、交尾器形態の分化が種分化に対応していることが強く示唆された。コアリガタハネカクシとクロサワアリガタハネカクシの分布が接している関東山地西部では、2 種の分布境界付近で交雑帯が発見され、雑種と推定される個体や局地的なミトコンドリア遺伝子の浸透が確認されたが、このような現象は境界付近の狭い範囲に限定されていた。ハネカクシ科において交雑帯の存在はこれまでほとんど知られていなかった。

(2)オオトラフハナムグリ種群

本種群にも外見上極めて似ているが、雄交尾器のキチン化した部位の形状等から識別され、おおむね側所的に分布する 4 種が知られていた。本種群でも、ミトコンドリア遺伝子 COI 領域の解析により、それぞ

れの分類群における4種は遺伝的にも単系統であることが確認できた。

また、遺伝的分化や種分化は西南日本を中心に生じており、本州東部のオオトラフハナムグリでは、遺伝的分化は新しかった。ネクイハムシ類で推定されているCOI領域の進化速度を応用して、遺伝子の分岐年代を推定したところ、現存種への種分化がおおむね100万年前以降に生じていると推定された。この時期以降は寒暖の周期的な変化が繰り返されており、生息適地の冷温帯林の分布変遷によって昆虫も分断・接触を繰り返す中で種分化が生じたことが示唆される。

(3)ルリクワガタ属

ルリクワガタ属において、これまでに顧みられなかった雄交尾器の膜状部位(内袋)による形態分類を試みた。この結果、これまでコルリクワガタとされていた種の中に、内袋形態から明瞭に識別される4種が存在することを発見し、これをコルリクワガタ種群として新種記載を行い、分類を整理した。これにより日本産の本属はおおむね側所的に分布するコルリクワガタ種群、異所的に分布するニセコルリクワガタ種群を含め、計10種の存在が明らかになった。

これら10種についてミトコンドリア遺伝子COI領域の詳細な分化過程を明らかにしたところ、基本的には形態分類に対応した遺伝的分化が生じていたものの、遺伝子浸透と推定できる現象が複数生じていた。このため、解像度では劣るがより浸透しにくい核遺伝子28SrRNA領域の解析を行い、また32の形態形質の評価にもとづく系統解析を併用して、種分化過程を推定した。

日本産の本属は単系統で、国内では170万年前頃から現存種への種分化が始まったと推定された。近縁と考えられる種間の分化は30万年前後に集中しておこっていた。また、より高標高に分布するニセコルリクワガタ種群の3種が、温暖期に高標高地帯に孤立して種分化をおこしたと考えられるのに対し、より低標高に分布するコルリクワガタ種群の4種は寒冷期に低標高地帯に孤立して種分化をおこしたと考えられることが明らかになった。

本課題の関連研究の過程で、クワガタムシ科の雌に種特異的な酵母を含む菌嚢が存在することが発見され、クワガタの種と酵母の系統との対応関係があることもわかりつつある。

(4)ブナアオシャチホコ

本種は、北海道南部から九州に至るブナ属の自生地に広く分布するが、東北地方の一部のみ、8-11年程度の周期で大発生することが知られていた。これをふまえ、東北地方と他

の地域では遺伝的に分化した個体群(あるいは隠蔽種)となっている可能性を含めて遺伝的分化を検討した。

ミトコンドリア遺伝子COI領域の地域分化は非常に小さく、同系統のハプロタイプが広域にわたって分布していた。遺伝的多様性の高い地域は複数の系統のハプロタイプが混在している北海道、紀伊半島などであった。また、他地域との分化が進んでいるのは九州、紀伊半島であった。これらの解析結果からは、ブナアオシャチホコはコウチュウ目の分類群と比べて、地域的な遺伝的分化は格段に小さかった。また、最終氷期後の温暖化で津軽海峡を越えて、北海道に至るような分散があったと推定され、移動能力の高さが示唆された。

以上の結果を要約すると、分類群を問わず、遺伝的分化の中心は西南日本であり、東北日本は冷温帯林がより広汎に存在する一方で、昆虫種の遺伝的分化はより小さかった。特にコウチュウ目では、西南日本での地域分化が種分化のレベルに達しているものが多かった。ブナ林に代表される冷温帯落葉広葉樹林は西南日本では小規模かつ離散的であるが、冷温帯林に生息する昆虫の遺伝的多様性や種分化の端緒を保全するためには、西南日本の冷温帯林の保全が特に重要であることが示唆された。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計24件)

- ①Sasakawa K., Kim J. L., Kim J. K., Kubota K. Notes on the ground beetle *Pterostichus togyusanus* (Coleoptera: Carabidae): Phylogenetic evidence for species status and new distribution record. *Journal of Asia-Pacific Entomology* (in press). 査読有 (doi: 10.1016/j.aspen.2013.05.003)
- ②Kubota K., Miyazaki K., Ebihara S. and Takami Y. (2013) Mechanical reproductive isolation via divergent genital morphology between *Carabus insulicola* and *C. esakii* with implications in species coexistence. *Population Ecology*, 55: 35-42, 査読有 (DOI: 10.1007/s10144-012-0335-4)
- ③久保田耕平・久保田典子・永幡嘉之・乙部宏 (2012) 近畿地方北部におけるトウカイコルリクワガタ近畿亜種とニシコルリクワガタ基亜種(コウチュウ目, クワガタムシ科)の分布. *日本生物地理学会会報*, 67: 117-120, 査読有
- ④Kubota K., Nagahata Y., Ikeda H., Kubota

- N., Ootobe H. and Umetsu K. (2011) Diversification process of stag beetles belonging to the genus *Platycerus* Geoffroy (Coleoptera: Lucanidae) in Japan based on nuclear and mitochondrial genes. *Entomological Science*, 14: 411-427, 査読有 (DOI: 10.1111/j.1479-8298.2011.00466.x)
- ⑤ Kubota K. and Kubota N. (2011) Gene flow between two closely related species in the *acuticollis* species group (Coleoptera, Lucanidae, genus *Platycerus*) near their distribution border based on the morphology and mitochondrial gene. *Entomological Science*, 14: 198-202, 査読有 (DOI: 10.1111/j.1479-8298.2010.00424.x)
- ⑥ 久保田耕平・久保田典子 (2010) タカネルリクワガタ *Platycerus sue* (コウチュウ目, クワガタムシ科) の飛来樹種. *日本生物地理学会会報*, 65: 189-191, 査読有
- ⑦ 久保田耕平・久保田典子 (2010) 京都府北部におけるコルリクワガタ種群 the *acuticollis* species group (コウチュウ目, クワガタムシ科, ルリクワガタ属 genus *Platycerus*) の分布. *日本生物地理学会会報*, 65: 159-161, 査読有
- ⑧ 久保田耕平・久保田典子・乙部宏 (2010) 「絶滅のおそれのある野生動植物の種の保存に関する法律」にもとづく緊急指定種, タカネルリクワガタ *Platycerus sue* (コウチュウ目, クワガタムシ科) のミトコンドリア遺伝子の多様性. *日本生物地理学会会報*, 65: 151-158, 査読有
- ⑨ Nishikawa M., Ikeda H., Kubota K. and Sota T. (2010) Taxonomic redefinition and natural history of the endemic silphid beetles *Silpha longicornis* (Coleoptera: Silphidae) of Japan, with an analysis of its geographic variation. *Zootaxa*, 2648: 1-31, 査読有
- ⑩ Ujiie M., Ishikawa R. and Kubota K. (2010) Geographical variation of *Carabus (Ohomopterus) esakii* Csiki, 1927 (Coleoptera, Carabidae) in Japan. *Biogeography*, 12: 53-64, 査読有
- ⑪ Kubota K. (2010) Discovery of *Carabus (Ohomopterus) dehaanii* Chaudoir, 1848 (Coleoptera, Carabidae) from the Ōsumi Peninsula, Kyushu, Japan: description of a new subspecies. *Biogeography*, 12: 49-52, 査読有
- ⑫ Toki W., Kubota K. (2010) Molecular phylogeny based on mitochondrial genes and evolution of host plant use of the long-horned beetles tribe Lamiini (Coleoptera: Cerambycidae) in Japan. *Environmental Entomology*, 39: 1336-1343, 査読有 (DOI: <http://dx.doi.org/10.1603/EN09347>)
- ⑬ Tanahashi M., Kubota K., Matsushita N., Togashi K. (2010) Discovery of mycangia and associated xylose-fermenting yeasts in stag beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Naturwissenschaften*, 97: 311-317, 査読有 (Doi: 10.1007/s00114-009-0643-5)
- ⑭ Sasakawa K. and Kubota K. (2009) Phylogeny of ground beetles subgenus *Nialoe* (s. lat.) Tanaka (Coleoptera: Carabidae; genus *Pterostichus*): A molecular phylogenetic approach. *Entomological Science*, 12: 308-313, 査読有 (DOI: 10.1111/j.1479-8298.2009.00337.x)
- ⑮ Ikeda H., Kubota K., Cho Y.-B., Lian H., Sota T. (2009) Different phylogeographic patterns in two *Silpha* species (Coleoptera: Silphidae) affected by climatic gradients and topography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98, 452-467, 査読有 (DOI: 10.1111/j.1095-8312.2009.01283.x)
- ⑯ Kubota K., Kubota N., Ootobe H. and Nagahata Y. (2009) A morphological phylogeny of the genus *Platycerus* (Coleoptera, Lucanidae) in Japan. *Biogeography*, 11: 57-72, 査読有
- ⑰ Kubota K., Kubota N., Ootobe H. (2008) A revision of *Platycerus acuticollis* Y. Kurosawa (Coleoptera, Lucanidae) and its closely related species. *Biogeography*, 10, 79-102, 査読有
- [学会発表] (計 22 件)
- ① 久保田耕平・久保田典子 (2013. 3. 27) コルリクワガタ種群 2 種間の強い排他的分布と推定される生殖的形質置換. 第 124 回日本森林学会大会 (岩手大学).
- ② 久保田耕平・深谷緑・間野隆裕・佐藤信輔・鎌田直人 (2012. 9. 17) ブナアオシヤチホコのミトコンドリア遺伝子にもとづく遺伝的分化. 第 72 回日本昆虫学会大会 (玉川大学).
- ③ 伏見速雄・岸本年郎・久保田耕平 (2012. 3. 28) 日本産アリガタハネカクシ属の系統関係と関東山地における 2 種の分布接触帯の状態. 第 123 回日本森林学会大会 (宇都宮大学).
- ④ 杉浦溪・久保田耕平 (2012. 3. 28) 山地性昆虫オオトラフハナムグリ種群の遺伝的分化と房総半島個体群の特徴. 第 123 回日本森林学会大会 (宇都宮大学).
- ⑤ 金澤泰斗・久保田耕平 (2012. 3. 28) 関東平野におけるコシビロダンゴムシ科 (等脚目) の遺伝的分化. 第 123 回日本森林学会大会 (宇都宮大学).
- ⑥ 久保田耕平・深谷緑・間野隆裕・佐藤信輔・鎌田直人 (2012. 3. 28) ブナアオシヤチホコの遺伝的分化. 第 123 回日本森林学会大会 (宇都宮大学).
- ⑦ 久保田耕平・永幡嘉之・久保田典子・乙

- 部宏・梅津和夫 (2011. 9. 19) ルリクワガタ *Platycerus delicatulus* の個体群分化と後氷期の北進. 第 71 回日本昆虫学会 (信州大学).
- ⑧杉浦溪・久保田耕平 (2011. 9. 17) 山地昆虫オオトラフハナムグリ種群の系統と種分化過程. 第 71 回日本昆虫学会大会 (信州大学).
- ⑨伏見速雄・岸本年郎・久保田耕平 (2011. 9. 17) 日本産アリガタハネカクシ属の系統関係と分布境界域における近縁種間の遺伝子流動. 第 71 回日本昆虫学会大会 (信州大学).
- ⑩伏見速雄・岸本年郎・久保田耕平 (2011. 3. 27: 講演中止, 講演集のみ配布) アリガタハネカクシ類 2 種の分布境界域における遺伝子流動. 第 122 回日本森林学会大会 (静岡大学).
- ⑪杉浦溪・久保田耕平 (2011. 3. 27: 講演中止, 講演集のみ配布) 冷温帯林におけるオオトラフハナムグリ種群の遺伝的分化. 第 122 回日本森林学会大会 (静岡大学).
- ⑫久保田耕平・永幡嘉之・久保田典子・乙部宏・梅津和夫 (2011.3.27: 講演中止, 講演集のみ配布) ルリクワガタ *Platycerus delicatulus* の分散パターンと個体群分化. 第 122 回日本森林学会大会 (静岡大学).
- ⑬久保田耕平・久保田典子・乙部宏 (2010. 9. 19) 「種の保存法」による緊急指定種タカネルリクワガタの遺伝的多様性. 日本昆虫学会 (山形大学).
- ⑭杉浦溪・久保田耕平 (2010.4.4) 冷温帯林におけるオオトラフハナムグリ種群の個体群分化. 日本森林学会 (筑波大学).
- ⑮久保田耕平・永幡嘉之・久保田典子・乙部宏・梅津和夫 (2009. 4. 5) 日本産ルリクワガタ属の生物地理. 日本昆虫学会 (三重大学).
- ⑯久保田耕平・久保田典子・乙部宏 (2009. 4. 5) コルリクワガタ種群における隠蔽種の発見. 日本生物地理学会 (立教大学).
- ⑰久保田耕平・久保田典子・乙部宏 (2009. 3. 27) 冷温帯林の分布様式とルリクワガタ属の種分化の関係. 日本森林学会 (京都大学).

6. 研究組織

(1) 研究代表者

久保田 耕平 (KUBOTA KOHEI)
東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授
研究者番号：30272438

(2) 研究分担者

鎌田 直人 (KAMATA NAOTO)
東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授
研究者番号：90303255

(3) 連携研究者 ()

研究者番号：